

Einige verhaltensökologische Aspekte der Räuber-Beute- Beziehungen europäischer Fledermäuse (Chiroptera)

Von K.-H. TAAKE

Eingang des Ms. 26. 10. 1984

Abstract

Behavioural and ecological aspects of predator-prey-relationships in European Bats (Chiroptera)

Those European bat species which are whitish-bellied, usually begin hunting late in the evening. The ears of late-flying species are relatively longer than those of early flyers (t-test^{**}). Small bat species don't fly out late ($r_s = 0.99^{**}$). Very early flying bats belong to species in which two young per pregnancy are not uncommon. Long-eared bats are frequently found hanging freely in caves or buildings, whereas short-eared ones prefer fissures.

It is assumed that an early time of emergence, in general, prevents the development of whitish fur, since this would probably cause an increase in predatory pressure, especially in long-eared, slow-flying bats (gleaners). Gleaning appears to be a dangerous way to forage unless it is done in darkness. In very early flying bats a litter size of two seems to outweigh losses caused by predators. There is probably a good food supply for small bats in the early evening. Obviously, short-eared bats are better adapted to utilize fissures, possibly for thermoregulatory reasons or because long ears are a hinderance in cracks. Whitish bellies possibly serve as countershading for free-hanging bats in light entrance-near cave regions. However, some fissure-dwelling species are also whitish-bellied.

Einleitung

Nahezu alle Fledermausarten der europäischen Fauna verfügen über ein im Vergleich zur Dorsalseite helleres Ventralfell. Der adaptive Wert einer solchen (u. a.) bei vielen Säugern vorhandenen Unterseitenaufhellung wird als „Gegenschattierung“ interpretiert, die bei entsprechenden Lichtverhältnissen optisch eine scheinbare Auflösung der Dreidimensionalität des Tierkörpers bewirken kann (vgl. PORTMANN 1956). Innerhalb der Gruppe der europäischen Chiropteren variiert das Ausmaß der Ventralseitenaufhellung erheblich: Bei einigen Arten entspricht die ventrale Fellfärbung fast völlig der dorsalen (*N. noctula*) oder weicht nur relativ geringfügig davon ab (*P. nathusii*), während bei anderen eine weißliche Unterseite mit dem dunkleren Rückenfell kontrastiert (*M. bechsteini*).

Da offensichtlich kein Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der Ventralseitenaufhellung und der Besiedlung bestimmter Sommerlebensräume besteht – so sind z. B. alle drei oben genannte Arten Waldbewohner, die tagsüber in Baumhöhlen oder -spalten Quartier beziehen –, wurde nach sonstigen Korrelaten zwischen Farb- und Verhaltensmerkmalen gesucht. Darüber hinaus wurde überprüft, ob weitere morphologische (Körpergrößen, relative Ohrlängen) bzw. fortpflanzungsbiologische (Zwillingsgeburten) Merkmale europäischer Fledermäuse bislang unbekannte Ko-Adaptationen im Verhalten erkennen lassen, die vermutlich ebenfalls im Beziehungsgefüge zwischen Fledermäusen, ihren Nahrungsfeinden und ihren Beutetieren evoluiert sind.

Material und Methoden

Ausflugzeit

Jede europäische Fledermausart wurde hinsichtlich des Beginns ihrer (im allgemeinen charakteristischen) Ausflugzeit aus dem Tagesquartier auf der Basis von Literaturangaben bzw. eigenen Beobachtungen in eine von vier Kategorien (oder in eine Zwischenkategorie) eingestuft, die wie folgt definiert wurden:

Der Ausflug beginnt in der Regel

- 1: sehr früh, z. T. bereits vor Sonnenuntergang;
- 2: in der frühen (bürgerlichen) Dämmerung;
- 3: in der späten Dämmerung; (Die Dämmerungsphase dauert in Mitteleuropa zwischen April und September je nach Jahreszeit etwa 40 bis 70 Minuten.)
- 4: nach Einbruch der Dunkelheit.

Zu beachten ist jedoch, daß eine völlig eindeutige Zuordnung zu einer dieser Kategorien in vielen Fällen kaum möglich ist, denn Ausflugzeiten variieren geographisch, saisonal und witterungsbedingt. Die in der Tabelle aufgezeigte Tendenz dürfte die realen Verhältnisse dennoch im Prinzip richtig widerspiegeln, unabhängig davon, daß ein anderer Bearbeiter möglicherweise im einen oder anderen Fall anders entscheiden würde. Arten, von denen hinreichend eindeutige Ausflugzeitangaben nicht verfügbar waren, wurden in der ersten Tabellenspalte mit einem Fragezeichen versehen; sie blieben in der statistischen Auswertung unberücksichtigt.

Ventralfarbe, Quartierwahl, Fortpflanzungskapazität

Alle Fledermausarten, die eine weißliche Ventralseite aufweisen, wurden in der zweiten Spalte der Tabelle gekennzeichnet (wobei hinsichtlich der Eindeutigkeit des Begriffs „weißlich“ ähnliche Einschränkungen gemacht werden müssen wie im Fall der Ausflugzeitwerte). In weiteren Tabellenspalten wurde vermerkt, welche Fledermausarten besonders langohrig sind (s. u.), welche Hangplätze bei der Quartierwahl bevorzugt werden und ob bei der betreffenden Fledermausart zumindest in einem Teil ihres europäischen Verbreitungsgebietes regelmäßig (d. h. nicht nur ausnahmsweise) Zwillingsgeburten vorkommen.

Beziehung zwischen Körpergröße und Ausflugzeit

Die im Gegensatz zur Kopf-Rumpf-Länge insbesondere am lebenden Tier genauer abnehmbare und daher diagnostisch wichtigere Unterarmlänge läßt sich als Funktion der Körpergröße interpretieren. Arithmetische Mittel der Unterarmmlängen wurden für die statistische Auswertung als „Körpergrößen“ definiert. Da nicht für alle Fledermausarten Mittelwerte verfügbar waren, wurde in einigen Fällen die Variationsbreite „gemittelt“, wodurch selbstverständlich nur ein Näherungswert für das arithmetische Mittel gewonnen werden kann. Dieses Verfahren erscheint hier ausreichend, zumal auch arithmetische Mittel geographischen Variationen unterworfen sind.

Aus jeder Gruppe mit gleicher Ausflugzeit wurde anschließend die jeweils kleinste Fledermausart herausgesucht. Zwischen den Körpergrößen der jeweils kleinsten Arten und ihren Ausflugzeiten wurden die lineare Regression sowie die Spearman-Rangkorrelation (einschließl. Signifikanzniveau) ermittelt (Abb. 2).

Beziehung zwischen relativer Ohrlänge und Ausflugzeit

Für die Ohrlängen waren keine Mittelwerte verfügbar, die „relative Ohrlänge“ einer Fledermausart bezieht sich deshalb auf die Mitte der Variationsbreite der Ohrlänge im Verhältnis zum arithmetischen Mittel (bzw. zur Mitte der Variationsbreite) der Unterarmlänge. Unterschiede zwischen den relativen Ohrlängen der spät ausfliegenden Arten (Ausflugzeitwert 3,5–4) von denen der früher ausfliegenden (1–3) wurden mittels t-Test auf ihre Signifikanz überprüft (Abb. 1).

Ergebnisse und Diskussion

Ko-Adaptationen zwischen morphologischen bzw. fortpflanzungsbiologischen Merkmalen und dem Ausflughverhalten

Ventralfarbe

Weißbäuchige Fledermäuse beginnen ihren Jagdflug in der Regel nicht vor der späten Dämmerung. Eine frühe Ausflugszeit verhindert bei paläarktischen Fledermäusen offensichtlich in der Regel die Entwicklung weißlicher Körperunterseiten. Eine Erklärung für diese Strategie ist in einer Schutzanpassung gegenüber Nahrungsfeinden zu sehen. Chiropteren, die einem potentiellen Nahrungsfeind im Flug (z. B. während eines Schwenkmanövers) eine sehr helle Unterseite präsentieren, vergrößern vermutlich ihr ohnehin hohes Risiko, von dem Räuber entdeckt zu werden. MUELLER (1968: 524) beschreibt den Feinddruck, dem nordamerikanische Fledermäuse Greifvögeln gegenüber ausgesetzt sind, so: "A bat flying in daylight is incredibly attractive to a hawk, and the success in capture is very high. The smaller hawks rarely fail to capture a bat, and even the larger, less

Tabelle

Einige Zusammenhänge zwischen morphologischen, fortpflanzungsbiologischen und ethologischen Merkmalen europäischer Fledermäuse

	Relative Ausflugszeit	Ventralfarbe weißlich	Ohrlänge > 0,4 × UA-Länge	Quartierwahl im Fels bzw. in Gebäuden ¹	Zwillingsgeburten nicht ungewöhnlich
<i>N. noctula</i>	1				●
<i>N. leisleri</i>	1				●
<i>N. lasiopterus</i>	1?				●
<i>P. pipistrellus</i>	1				●
<i>P. savii</i>	1,5				●
<i>P. kuhli</i>	1,5				●
<i>E. nilssoni</i>	1,5				●
<i>E. serotinus</i>	2				
<i>M. mystacinus</i>	2			○	
<i>M. brandti</i>	2			○	
<i>Mi. schreibersi</i>	2			●	?
<i>B. barbastellus</i>	2			○	?
<i>M. emarginatus</i>	2,5		●	●	
<i>P. nathusii</i>	2,5				●
<i>Rh. euryale</i>	2,5		●?	●	
<i>M. daubentoni</i>	3	●		○	
<i>M. dasycneme</i>	3	●		○	
<i>M. capaccinii</i>	3	●			
<i>V. discolor</i>	3?	●			?
<i>Pl. auritus</i>	3,5	●	●	○	?
<i>Pl. austriacus</i>	3,5	●	●	○	?
<i>M. nattereri</i>	3,5	●	●	○	
<i>Rh. ferrumequinum</i>	3,5		●	●	
<i>Rh. hipposideros</i>	3,5		●?	●	
<i>Rh. blasii</i>	3,5?		●?	●	
<i>Rh. mehelyi</i>	3,5?		●?	●	
<i>T. teniotis</i>	3,5		●?		
<i>M. myotis</i>	4	●	●	●	
<i>M. blythi</i>	4?	●	●?	●	
<i>M. bechsteini</i>	4	●	●	●	

¹ ● gewöhnlich freihängend, ○ freihängend oder in Spalten, ohne Symbol: gewöhnlich nicht freihängend im Fels bzw. in Gebäuden.

maneuverable buteonine hawks, which rarely attempt pursuit of a flying bird, will avidly pursue and usually capture a bat."

Das Risiko, entdeckt zu werden, wäre wahrscheinlich dann besonders groß, wenn weißbäuchige Fledermäuse sich während der Nahrungssuche bei noch gutem Licht direkt vor dem dunkleren Hintergrund der Vegetation bewegen würden, wie sich leicht am auffälligen Erscheinungsbild von Mehlschwalben (*Delichon urbica*) beim Vorbeiflug an Bäumen und Sträuchern zeigen läßt. Darüber hinaus erfolgen Angriffe keineswegs nur von oben herab durch Greifvögel oder Eulen, denn Fledermäuse begeben sich zur Nahrungssuche und zum Trinken gelegentlich (zumindest *M. myotis* sogar regelmäßig; KOLB 1958) in unmittelbare Bodennähe und können dabei Beute von Raubtieren (Carnivora) werden. So beobachteten z. B. WROE und WROE (1982) an einer Viehtränke in Arizona einen Luchs (*Lynx rufus*), der in der Abenddämmerung zahlreiche Fledermäuse aus der Luft „griff“. Eine Zwergfledermaus (*P. pipistrellus*), die sich neben einer ebenfalls von einer Katze herangezogenen frischtoten *P. austriacus* in der Sammlung des Autors befindet, wurde auf ähnliche Weise von einer Hauskatze (*Felis silvestris*) erbeutet; Fledermäuse als Katzenbeute erwähnen u. a. auch NATUSCHKE (1960) und STEBBINGS (1977).

Relative Ohrlänge

Die relativen Ohrlängen spät ausfliegender Fledermausarten sind deutlich größer als die der früher ausfliegenden ($t = 3,99^{***}$ FG = 17; Abb. 2). Übersteigt die Ohrlänge einen „kritischen Wert“ von etwa 40 % der Unterarmmlänge, so beginnt die große Mehrzahl der betreffenden Arten die Jagd erst im Schutze einbrechender Dunkelheit. Die extrem großen Ohrmuscheln einiger Vespertilioniden (bzw. Rhinolophiden), die bei der Nahrungssuche wesentlich exponierter ausgerichtet sind als die der ebenfalls recht langohrigen Molossidien, kennzeichnen einen langsamen und somit im Hinblick auf Räuberangriffe besonders riskanten Beuteflug. Zudem ist Langohrigkeit ein gemeinsames Merkmal derjenigen Fledermausarten, die eine im nordamerikanischen Raum als „gleaning“ bezeichnete Beuteerwerbstechnik anwenden (vgl. z. B. BELL 1982): Diese Arten sammeln Insekten vom Blätterwerk der Bäume, von der Baumrinde oder vom Erdboden. „Gleaning“ erfordert einen langsamen Suchflug in unmittelbarer Nähe des abzulesenden Substrats, eine Technik des Nahrungserwerbs, der sich vermutlich in der Dunkelheit risikoloser nachgehen läßt als in der Dämmerung.

Zwillingsgeburten

Die besonders früh ausfliegenden Fledermäuse (Ausflugzeitwert 1–1,5) gehören Arten an, bei denen Zwillingsgeburten nicht ungewöhnlich sind (Tab.). Möglicherweise sind die durch sehr frühe Ausflugzeiten erschlossenen ökologischen Nischen trotz Schutzanpassungen mit einem so hohen Räuberdruck verbunden, daß Verluste durch eine größere Fortpflanzungskapazität ausgeglichen werden müssen. Wurfgrößen, die über das bei der Mehrzahl der Chiropterenarten übliche Einzeljunge hinausgehen, sind zudem Merkmal derjenigen Arten, die durch Wanderungen (vgl. RYBERG 1947) oder durch relativ ungeschützte Tagesruheplätze besonderen Gefahren ausgesetzt sind: Einige amerikanische *Lasius*-Arten, die tagsüber im Geäst der Bäume ruhen, bekommen sogar regelmäßig mehr als zwei Junge.

Körpergröße

Die Körpergröße der jeweils kleinsten Fledermausart innerhalb einer Ausflugszeitgruppe ist abhängig von der Ausflugszeit ($r_s = 0,99^{**}$ n = 7). Mit zunehmender Dunkelheit nimmt auch die Körpergröße der „kleinsten Art“ zu (Abb. 2). Aus dieser Feststellung läßt sich jedoch keine allgemeine Größenzunahme mit später werdender Ausflugszeit ableiten.

Unterschiede hinsichtlich des Beginns der Tagesaktivität dürften u. a. auf unterschiedli-

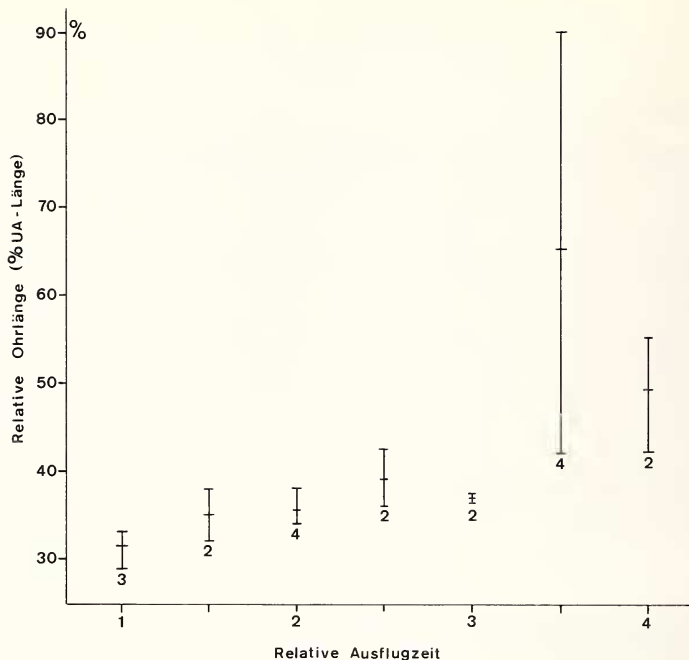


Abb. 1. Zusammenhang zwischen der relativen Ohrlänge (im Verhältnis zur Unterarmlänge) und der relativen Ausflugszeit bei europäischen Fledermäusen. Dargestellt sind die interspezifische Variationsbreite innerhalb der Ausflugszeitgruppe, der Mittelwert der Gruppe und die Anzahl der jeweils einbezogenen Arten. Es wurden alle Arten berücksichtigt, von denen Angaben über Ohrlängen und Ausflugszeiten verfügbar waren. Die relativen Ohrlängen der spät ausfliegenden Arten (Ausflugszeitwert 3,5-4) sind von denen der früher fliegenden auf dem 0,001-Niveau (t-Test) verschieden

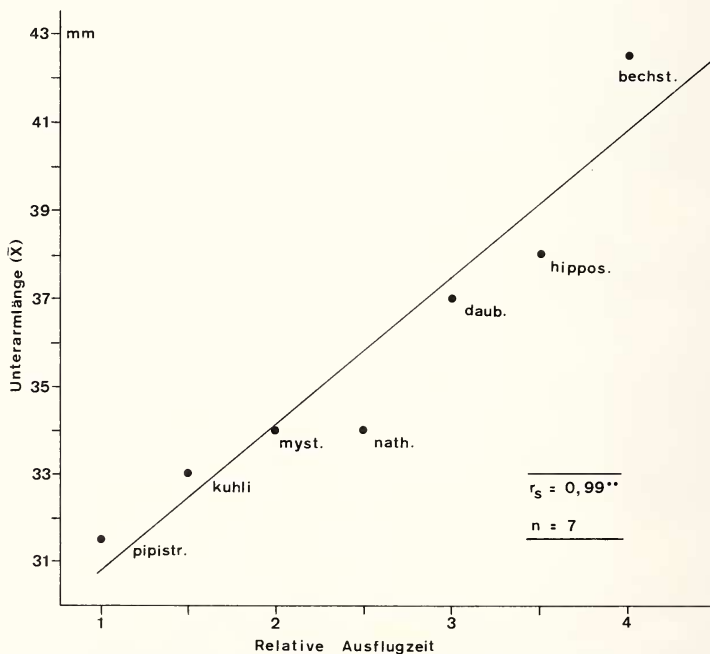


Abb. 2. Zusammenhang zwischen dem Mittelwert der Unterarmlänge der jeweils kleinsten zu einer bestimmten Zeit ausfliegenden Fledermausart und ihrer relativen Ausflugszeit

che Flugzeiten der jeweils bevorzugten Beuteinsekten zurückzuführen sein. Die mit zunehmender Dunkelheit ansteigende Mindestkörpergröße ausfliegender Arten steht vermutlich in Bezug zu einem zur Ausflugzeit günstigen Angebot an Beuteinsekten der jeweils optimalen Größe, denn die Nahrungsaufnahme dürfte (eine entsprechende Arthropodendichte vorausgesetzt) bei Beginn der Freßaktivität besonders intensiv sein. In diesem Zusammenhang ist folgende Beobachtung von KURTZE (1974: 302) bemerkenswert, die darauf hindeutet, daß früh ausfliegende Fledermausarten über ein reiches Angebot an kleinen Insekten verfügen können: „Die dämmerungsaktiven Ephemeroptera und Nematocera fliegen früher als die typischen nachtaktiven Lepidoptera und Trichoptera. Die übrigen Insekten ordnen sich zeitlich dazwischen ein.“

Ko-Adaptationen zwischen morphologischen Merkmalen und der Quartierwahl

Relative Ohrlänge

Die Gruppe der langohrigen Vespertilioniden und Rhinolophiden umfaßt kaum typische Spaltenbewohner: Die betreffenden *Myotis*-, *Plecotus*- und *Rhinolophus*-Arten werden regelmäßig freihängend im Innern von Felshöhlen oder Gebäuden angetroffen (Tab.). Es ist denkbar, daß lange Ohren beim Beziehen von Fels- oder Holzspalten hinderlich wären und daß über die wenig isolierten Hautflächen großer Ohren zuviel Wärme an das umgebende Substrat abgegeben würde. Dies trifft z. T. auch auf die beiden *Plecotus*-Arten zu, die zwar in tiefer Lethargie ihre sehr großen Ohrmuscheln unter die Flügel schlagen, in der Tagesruhe jedoch häufig mit nur widerhornartig zurückgebogenen Ohren gefunden werden. Vermutlich birgt Langohrigkeit in Klimazonen mit kalten Wintern darüber hinaus die Gefahr von Erfrierungen, denn langohrige Arten überwintern in der Regel im ausgeglicheneren Mikroklima von Felshöhlen oder vergleichbaren Quartieren.

Arten anderer Kleinsäugerordnungen, die ähnlich den spaltenbewohnenden Fledermäusen eine stark substratgebundene (hier: unterirdische) Lebensweise besitzen, sind ebenfalls relativ kurzohrig (*Arvicolidae*, *Citellus*, *Marmota*) oder haben ihre Ohrmuscheln sogar völlig reduziert (*Talpidae*, *Spalacidae*), während die mehr oberflächenaktiven Kleinsäuger (*Muridae*, *Zapodidae*, *Gliridae*, *Sciurus*) langohriger sind.

Ventralfarbe

Auch die Mehrzahl der ventral weißlich gefärbten Fledermausarten – hierzu zählen fast alle langohrigen Vespertilioniden (Tab.) – bezieht regelmäßig freihängend im Fels Quartier (VIERHAUS, briefl.). Es ist daher möglich, daß die weiße Ventralfärbung dieser Arten in hellen Höhleneingangsbereichen warmer Klimazonen als Gegenschattierung entstanden ist. Dies erklärt allerdings nicht, warum auch einige spaltenbewohnende Fledermausarten (z. B. *V. discolor*) weißbäuchig sind. Nicht auszuschließen ist deshalb, daß das weiße Ventralfell zumindest einiger Fledermausarten funktionslos ist und entweder ein historisches Relikt darstellt oder lediglich die Tatsache widerspiegelt, daß insbesondere bei spätfliegenden Arten keine Notwendigkeit einer Pigmentierung der Ventralseite besteht. Für eine kryptische Funktion weißen Ventralfells spricht allerdings, daß bei den übrigen europäischen Kleinsäufern gerade die vorwiegend unterirdisch aktiven ventral zumeist mehr oder weniger intensiv pigmentiert und die stärker oberflächenaktiven ventral eher weißlich sind.

Danksagung

Herrn Dr. H. VIERHAUS (Bad Sassendorf-Lohne) danke ich herzlich für ausführliche Diskussionen zu den verschiedenen Fassungen des Manuskripts und für seine wertvollen Anregungen sowie Herrn Prof. Dr. K. IMMELMANN (Universität Bielefeld) für seine freundliche Unterstützung.

Zusammenfassung

Diejenigen europäischen Fledermausarten, die eine weißliche Ventralseite aufweisen, beginnen ihren Jagdflug gewöhnlich nicht vor der späten Dämmerung. Langohrige Fledermäuse fliegen später aus als andere (t-Test^{**}) und beziehen – ebenso wie weißbäuchige – häufiger freihängend im Fels Quartier; kurzohrige Arten werden eher in Spalten angetroffen. Kleine Fledermausarten fliegen relativ früh aus ($r_s = 0,99^{**}$). Bei sehr früh fliegenden Arten sind Zwillingsgelbungen nicht ungewöhnlich.

Es ist anzunehmen, daß eine frühe Ausflugszeit, bedingt durch Feinddruck, in der Regel die Evolution weißlicher Fellflächen verhindert. Weißliche Ventralfärbungen sind möglicherweise als Gegenschattierung für freihängende Fledermäuse entstanden. Das Feindrisiko dürfte zudem für langsam fliegende, substratableisende (langohrige) Arten bei noch gutem Licht besonders hoch sein. Kurzohrige Fledermäuse scheinen besser an eine spaltenbewohnende Lebensweise angepaßt zu sein als langohrige. In der frühen Dämmerung dürfte ein reiches Nahrungsangebot für kleine Fledermausarten bestehen. Zwillingsgelbungen gleichen vermutlich die Verluste sehr früh fliegender Arten aus.

Literatur

- BELL, G. P. (1982): Behavioral and ecological aspects of gleaning by a desert insectivorous bat, *Antrozous pallidus* (Chiroptera: Vespertilionidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 10, 217–223.
 KOLB, A. (1958): Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. Z. Säugetierkunde 23, 84–95.
 KURTZE, W. (1974): Synökologische und experimentelle Untersuchungen zur Nachtaktivität von Insekten. Zool. Jb. Syst. 101, 297–344.
 MUELLER, H. C. (1968): The role of vision in vespertilionid bats. Amer. Midland Nat. 79, 524–525.
 NATUSCHKE, G. (1960): Heimische Fledermäuse. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.
 PORTMANN, A. (1956): Tarnung im Tierreich. Berlin, Göttingen, Heidelberg: J. Springer.
 RYBERG, O. (1947): Studies on bats and bat parasites. Stockholm: Svensk Natur.
 STEBBINGS, R. E. (1977): Order Chiroptera. In: The Handbook of British Mammals. Hrsg.: G. B. CORBET, H. N. SOUTHERN. Oxford, London, Edinburgh, Melbourne: Blackwell Scientific Publications.
 WROE, D. M.; WROE, S. (1982): Observation of bobcat predation on bats. J. Mammalogy 63, 682–683.

Anschrift des Verfassers: KARL-HANS TAAKE, Sieben Bauern 31, D-4950 Minden

Zur Evolution und Systematik der kleinen Wiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766)

VON F. FRANK¹

Eingang des Ms. 6.3.1985

Abstract

On the evolution and systematics of the weasels (Mustela nivalis L.)

In a crossbreeding of the German weasel and the Scandinavian pygmy weasel, the two types of pigmentation (fig. 1) proved to be caused by two alleles of a single gene, type II being dominant over type I. As the pigmentation types alone have no selective advantage, they are better phylogenetic criteria than the body size, which has a mainly adaptive character and above all is determined by the presence or absence of the competition by the stoat ("strategy of body size"). As the pigmentation type I coincides with that of the stoat, it is considered to be the more original one. This offers new aspects concerning the evolution of the weasels, because their different groups are characterized by their pigmentation type. As original are considered: first the *numidica*-group, relict-like distributed at the southwestern border of the European range, and secondly the *nivalis*-group ("pygmy weasels") specially adapted to snowy areas and distributed in the boreal and alpine zones of the whole Holarctic. The most recent one is the *boccamela-vulgaris*-group adapted to areas with little snow and distributed

¹ Diese Arbeit sei dem Andenken an KLAUS ZIMMERMANN gewidmet, der sie seinerzeit angeregt hat.